云 南 植 物 研 究 2010，32（3）：270～280
Acta Botanica Yunnanica DOI：10.3724/SP.J.1143.2010.10015

岩白菜（虎耳草科）不同海拔居群的繁殖分配*

王 赟[1]，胡莉娟[2]，段元文[1]，杨永平[1]**
（1 中国科学院青藏高原研究所昆明部，中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204；
2 济南市园林管理局，山东 济南 250102）

摘要：资源分配策略是植物生活史研究的重要内容之一，植物用于繁殖的相对资源比例（即繁殖分配）与植株的生活史特征、个体大小及植株的生境密切相关。本文研究了藏东南色季拉山一个阴坡上海拔 4 200 m～4 640 m 范围内 6 个不同居群的虎耳草科多年生草本植物岩白菜（*Bergenia purpurascens*）的繁殖分配特征，结果发现：（1）繁殖器官生物量、营养器官生物量、地上部分总生物量、花数目、花序轴长度均随海拔的升高而显著降低，而叶数目随海拔变化不大，繁殖分配值则先降低后升高，转折点在林线过渡带（海拔 4 400 m）处；（2）各居群（海拔 4 300 m 居群除外）营养器官生物量与繁殖器官生物量均显著正相关，而营养器官生物量与繁殖分配则负相关，但各居群的显著性不同；（3）各居群繁殖器官生物量与植株个体大小（营养器官生物量）呈不同程度的异速增长，而繁殖分配则与植株个体大小负相关；（4）各居群植株都存在一个繁殖所需的个体大小阈值，而且这一阈值在林线以下区域随海拔的升高而显著增大，在林线以上区域变化不显著。研究结果表明，海拔并不是影响岩白菜繁殖分配策略的唯一生态因子，不同居群的生境状况和植株个体大小都与其资源分配策略密切相关，高山地区林线的存在对植物资源的权衡方式会产生巨大影响。

关键词：繁殖分配；个体大小依赖；繁殖阈值；林线；多年生植物
中图分类号：Q 948 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2010)03-270-11

Altitudinal Variations in Reproductive Allocation of *Bergenia purpurascens*（Saxifragaceae）

WANG Yun[1]，HU Li-Juan[2]，DUAN Yuan-Wen[1]，YANG Yong-Ping[1]**
（1 *Institute of Tibetan Plateau Research at Kunming*，*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China；2 *Horticutlure Administration Bureau of Jinan*，Jinan 250102，China）

Abstract：The strategy of resource allocation between vegetative and reproductive functions，quantitative relationship between size and reproductive output are central aspects of plant life-history. To test the tactics of resource allocation and its altitudinal trend，we examined the reproductive allocation（RA）of *Bergenia purpurascens*（Saxifragaceae），in six populations along a shady slope in Sejila Mountain of southeast Tibet，at an altitude gradient from 4 200 m to 4 640 m. Our results showed that（1）with increasing altitude，vegetative biomass，reproductive biomass，total aboveground biomass，flower number per plant and length of flower stalk decreased significantly，but the number of leaves did not change greatly. However，the change of RA did not show a monotonic trend when altitude increased，shifting from significantly decreasing below the tree line to slightly increasing above it；（2）vegetative biomass was positively correlated with reproductive bio-

* 基金项目：国家自然科学基金（30700096），中国科学院重要方向性项目（KSCX2-YW-2-1019）和中国科学院院长奖学金获得者科研启动专项基金
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：yangyp@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2010-01-14，2010-04-12 接受发表
作者简介：王赟（1984—）女，硕士，主要从事高山植物繁殖生态学研究。E-mail：wangyun@mail.kib.ac.cn

mass, but negatively correlated with RA in all populations, but the level of significance was different among the populations; (3) RA decreased with individual size in all populations, whereas the relationship between absolute resource allocated to reproduction and individual size was allometric; (4) reproductive allometry and a size threshold for reproduction did exist in this alpine perennial, but the obvious altitudinal trend was only found along the populations below the tree line, not above it. We then concluded the altitude could not fully explain the change of resource allocation strategy of this alpine perennial, and different effects of size and habitat on RA may result from various environmental constraints along the altitudinal gradient or genetic background. Therefore, each individual within a population will follow its own developmental trajectory shaped by its genotype and the habitats. The most innovative finding was plant adaptation and resource trade-off might be sharply altered at the tree line, which is a sensitive area in alpine mountains. Further investigations are needed to better understand the relationship between the reproductive allocation and changing environmental conditions.

Key words: Reproductive allocation; Size-dependent; Reproductive threshold; Tree line; Perennial

植物如何将有限的资源分配到生长、贮藏、繁殖和防御等功能以及在各种功能之间如何权衡（trade-off）一直是植物生活史研究关注的重要内容（张大勇，2004）。权衡理论认为，植物的可利用资源总量是一定的或有限的，因此用于某一种功能或代谢过程的资源就不能再用于其它的功能或过程。例如，植物增加投入到繁殖（花或果）的资源时，就会降低投入到营养生长（茎、叶和根）上的资源。用于繁殖的资源量占总资源或营养资源投入量的比例即繁殖分配（reproductive allocation，RA）（Bazzaz 等，2001；Karlsson and Mendez，2005）。已有的大量研究对植物如何在繁殖与生长之间对资源进行最优权衡和调配进行了探讨，结果表明植株的个体大小、交配系统、生活史特征、遗传特性及个体间的竞争（种群密度）和环境中的资源有效性水平都能影响植物的资源分配策略（张大勇和姜新华，2001；Bazzaz 等，2001；Karlsson and Mendez，2005）。

环境因子随海拔梯度发生的剧烈变化为研究植物生长和繁殖的生态适应性提供了理想的条件（Billings，1974）。随海拔的升高，气温和生长季长度以及资源有效性等都会相应降低，而年降水量、植被生长期内发生霜冻的频率以及太阳辐射量则随海拔的升高而增加（Körner，1999），因此植物在生存策略和繁殖资源分配方式上也会发生改变。一般认为，繁殖结构的养分需求量更高，因此消耗比营养生长更多，而且高山植物在面临不利环境条件时，为了降低植株的死亡率，需要首先分配更高比例的资源给营养生长以维持生存和储存，从而导致繁殖投资降低或繁殖推迟，而众多的研究发现，随环境胁迫程度的加强，植株的最大光合能力降低，在有限的可获取资源总量范围内分配给支持结构（营养器官）的资源量减少，而且植株的个体大小通常随海拔升高而变小，因此高海拔植物的繁殖分配更高（Körner，1999；赵方和杨永平，2008）。然而，由于多年生植物的资源分配和成熟年龄在概念和实际测量上都比一年生植物更为复杂，因此在不同生境中采取何种繁殖策略，以及如何在有性繁殖与营养体生长、后代生存或无性繁殖等功能之间进行权衡仍未得到有力的证明（Cheplick，1995；杜国祯等，1999；刘左军等，2002；张大勇，2004；梁艳等，2008）。根据最优分配（optimal-allocation）模型的理论研究，多年生植物的繁殖分配应随生长季长度的增加而增大，因此随海拔的升高（生长季缩短），多年生草本植物的繁殖分配应减小（Iwasa and Cohen，1989）。一些经验性研究也证明，对多年生植物而言，一个生长季的繁殖需要消耗亲代用于维持或贮藏功能的资源，如果在不良环境中或竞争条件下提高当前生长季的繁殖分配，则可能危及亲代的当前生存，甚至降低今后的繁殖能力（杜国祯等，1999；梁艳等，2008）。但另一些研究则发现，某些多年生植物的繁殖分配随海拔的升高而增加，与理论预测恰好相反，如百合科胡麻花属的 *Heloniopsis orientalis*（Kawano and Masuda，1980）、菊科蒲公英（*Taraxacum* sp.）、蔷薇科委陵菜（*Potentilla* sp.）、毛茛科金莲花（*Trollius* sp.）（张林静等，2007）和蓼科中华山蓼（*Oxyria sinensis*）（赵方

和杨永平，2008）等。但是需要指出的是，以同种植物不同海拔居群为对象的研究多数基于地理范围广泛的采样，不能排除海拔以外的因子（如经度、纬度和坡向等）对研究材料的影响。因此本研究以藏东南色季拉山同一坡面上不同海拔的 6 个岩白菜（*Bergenia purpurascens*）居群为对象开展繁殖分配的研究，仅考虑海拔因子对繁殖分配模式可能产生的影响，探讨繁殖分配随海拔的变化规律及其适应意义，重点回答以下几个问题：（1）岩白菜繁殖器官和营养器官特征随海拔变化的规律如何？（2）随海拔的升高，岩白菜投入到繁殖的绝对资源量和相对资源量（繁殖分配）是增加还是减少？（3）岩白菜的繁殖是否存在植株个体大小阈值？

1　材料和方法

1.1　研究点概况

本研究于 2009 年 6 月在中国科学院青藏高原研究所藏东南高山环境观测站的色季拉山林线观测场（94° 36′ 38″ E，29° 35′ 59″ N）进行。试验地位于西藏自治区林芝县色季拉山自然保护区 113 道班附近，属于色季拉山西坡。色季拉山是念青唐古拉山向南延伸的余脉，与喜马拉雅山东部向北发展的山系相连，处于藏东南湿润气候区与半湿润气候区的过渡地带，受印度洋暖湿季风的影响，冬春少雨，夏秋雨丰。山脉大致为西北至东南走向，海拔高差较大，垂直地带性强，气候类型丰富，植被垂直带谱变化明显。海拔 3 400 m～4 200（4 300）m 为亚高山冷湿暗针叶林带，林分组成主要是长苞急尖冷杉（*Abies georgei* var. *smithii*），间有落叶松，林下杜鹃繁茂，苔藓层发达；海拔 4 200 m～4 500 m 为疏林、灌丛带；海拔 4 500 m 以上为亚高山灌丛和高山荒漠植被带。这一区域既是世界上最高的林线分布区，也是气候变化最显著的区域之一（王襄平等，2004；何吉成等，2009）。林线附近的高寒地带气温较低，昼夜温差大，冬季易受到大风和暴风雪的影响，降雨量和空气相对湿度较大，属于寒冷半湿润气候（何吉成等，2009）。

1.2　研究材料

岩白菜为虎耳草科（Saxifragaceae）岩白菜属（*Bergenia*）的多年生草本植物。地下部分具有多条呈辐射状生长的根状茎，从根状茎上每年均能产生出新的植株。叶互生但密集成簇生状，进入冬季后叶片转为紫红色或红色，处于休眠状态，次年 3 月前后部分叶片转绿，同时又长出新叶。在新叶展开约 4～6 天后，开始从植株中央抽出花葶，花葶上部着生蝎尾状聚伞花序；花萼为合萼，萼筒宽钟状；花瓣与萼片互生，常下垂；雄蕊与花瓣互生，着生于花托上，花丝较长；雌蕊由 2 心皮组成，子房 2 室，每室胚珠多数。岩白菜的花果期长达 3～4 个月，果实为连萼蒴果，在 9～10 月成熟；种子细小。该属植物全世界共有 10 种，主要分布于东亚、南亚北部、缅甸北部和我国西南地区。

1.3　研究方法

1.3.1　取样及测量　沿阴坡山脚至山顶选取 6 个不同海拔的居群（表 1）。尽管研究的各居群内植株个体数目均大于 100，但由于岩白菜的地下部分具有辐射状生长的根状茎，如果仅从地上部分观察，无法确定在多大范围内相邻的植株是否由同一个母株克隆而来；而且居群内各植株的物候期并不一致，尽管取样时有一半以上植株正值花期，但仍有部分植株仍处于营养生长阶段，也有一些植株花期已过（花已完成授粉并凋谢），因此在取样时选取个体间隔在 10 m 以上且能同时获得营养器

表1　岩白菜各研究居群的生境概况

Table 1　A general description of habitats for six populations of *Bergenia purpurascens*

居群 Population	海拔 Altitude（m）	优势种 Dominant species	生境 Habitat
1	4200	长苞急尖冷杉（*Abies georgei* var. *smithii*），海绵杜鹃（*Rhododendron pingianum*），西康花楸（*Sorbus prattii*）、冰川茶藨子（*Ribes glaciale*）、悬钩子（*Rubus* sp.）	乔木林下
2	4300	同上	乔木林下
3	4400	散鳞杜鹃（*R. bulu*）、雪层杜鹃（*R. nivale*）	灌丛
4	4500	鳞腺杜鹃（*R. lepidotum*）、高山柳（*Salix* sp.）、忍冬（*Lonicera* sp.）、苔草（*Carex* sp.）、莎草（*Cyperus* sp.）	灌丛
5	4600	小叶金露梅（*Potentilla fruticosa*）、扫帚岩须（*Cassiope fastigiata*）和垫柳（（*Salix lindleyana*）分布，塔黄（*Rhenum nobile*）、丽江风毛菊（*Saussurea lijiangensis*）、岩梅（*Diapensia* sp.）和红景天（*Rhodiola* sp.）	裸岩砾石区
6	4640	同上	裸岩砾石区

官和繁殖器官生物量的植株，分别在每个居群内选取20株个体。用卷尺测量花序轴长度（以花葶基部至花序的起始处之间的距离为准），并记录每一植株的花数目和叶片数量。测量完毕后沿地面剪取植株的整个地上部分，分株装于信封中带回实验室。

1.3.2　*称重*　称重前先将各居群选取的植株进行清理，小心去除茎叶中可能混杂的任何杂草、土壤或其它杂质，并用剪刀小心除去植株的根状茎或根系部分。将剩下的地上部分分为繁殖器官和营养器官两部分，繁殖器官包括花序和花序轴，营养器官包括茎和叶，将这两部分进行分装并在80℃烘箱里烘48 h后用电子天平（0.0001 g）称重。

1.3.3　*数据分析*　繁殖器官生物量（R）为花序及花序轴总生物量，营养器官生物量（V）为茎叶总生物量，植株个体大小为地上部分总生物量，分析植株的个体大小效应时，以繁殖器官生物量和营养器官生物量之间的关系（即R-V关系）为标准，繁殖分配（RA）相应地为繁殖器官生物量占营养器官生物量的比值（即R/V，%），同时对R、V和RA分别进行自然对数（lg）转换后分析是否存在异速增长关系。所有数据均用SPSS 13.0 for Windows统计软件包进行分析。首先用非参数检验（Nonparametric Test）中的1-Sample K-S检验数据是否符合正态分布，对于正态分布的数据用Indepentent-Sample T test检验两组数据间的差异，用One-way ANOVA和Pos hoc-LSD比较多组数据之间的差异，对不服从正态分布的用K Independent Samples（Kruskal-Wallis H）进行比较；通过Correlate的Bivariate Correlations分析两个变量之间的相关关系，用Regression中的Linear进行线性回归分析，统计数据用平均值±标准误表示。

2　结果与分析

2.1　不同海拔居群岩白菜各器官的特征比较

2.1.1　*个体大小*　不同海拔居群岩白菜的植株个体大小（即地上部分总生物量，g）随海拔的升高而显著减小（图1：A）。其中海拔最低的居群植株个体最大（8.83±0.75），海拔4 300 m（6.85±0.44）和4 400 m居群（6.97±0.51），海拔4 500 m（4.68±0.39）和4 600 m居群（3.87±0.33），海拔4 600 m和4 640 m居群（2.95±0.29）的植株个体大小之间各自不存在显著差异；而海拔4 600 m以上的植株个体显著（T=8.613，$P<0.001$）小于其它各居群。

2.1.2　*繁殖器官*

2.1.2.1　繁殖性状　随海拔的升高，单株花数目显著减少（图1：B），其中海拔4 300 m（8.6±0.4）、4 500 m（7.8±0.4）、4 600 m（8.2±0.5）和4 640 m（7.3±0.3）居群之间的花数目不存在显著差异，而海拔4 200 m（10.6±0.6）和4 400 m（9.9±0.5）两个居群的花数目显著高于其它4个居群。花序轴长度（cm）随海拔的升高呈显著降低的趋势（图1：C），而且林线以下海拔4 200～4 300 m（4 200 m：20.35±1.33；4 300 m：18.47±0.94）与林线以上海拔4 400～4 640 m（4 400 m：10.47±0.95；4 500 m：9.82±0.69；4 600 m：8.05±0.65；4 640 m：9.38±0.63）两个海拔段的花序轴长度存在显著差异（林线以下：19.44±0.83，林线以上：9.47±0.39，T=10.90，$P<0.001$）。

2.1.2.2　繁殖资源　投资到繁殖器官的绝对资源量（即花序及花序轴的总生物量，g）同样随海拔的升高而显著降低（4 200 m：1.59±0.15；4 300 m：1.1±0.08；4 400 m：0.77±0.06；4 500 m：0.58±0.04；4 600 m：0.49±0.04；4 640 m：0.45±0.04；图1：D）；而繁殖分配与海拔高度的相关性并不显著（r=−0.52，$P=0.29$；图1：F），而是以海拔4 400 m的居群为转折点，先随海拔升高而减小（4 200 m：23.29±2.32；4 300 m：20.36±1.57；4 400 m：13.12±0.73）后随海拔升高而增大（4 500 m：15.35±1.24；4 600m：15.33±0.77；4 640m：18.98±1.23）。

2.1.3　*营养器官*　单株叶片数目在各居群间的变化不大（4 200 m：8.2±0.3；4 300 m：7.4±0.3；4 400 m：7.5±0.4；4 500 m：7.4±0.4；4 600 m：8.4±0.2；4 640 m：7.6±0.3），而且与海拔高度的相关性不显著（r=−0.06，$P=0.991$）。营养器官的绝对投资（即茎叶部分总生物量，g）随海拔的升高而显著降低（图1：E），而相对投资（即营养器官生物量占地上部分总生物量的比值，%）与海拔高度的相关性不显著（r=0.52，$P=0.29$），随海拔的变化格局与繁殖分配正好相反，在海拔4 400 m以下随海拔的升高而增加（4 200 m：81.55±1.29；4 300 m：83.32±1.04；4 400 m：88.46±0.56），在海拔4 400 m以上则随海拔升高而稍有降低（4 500 m：86.86±0.84；4 600 m：86.78±0.58；4 640 m：84.21±0.84）。

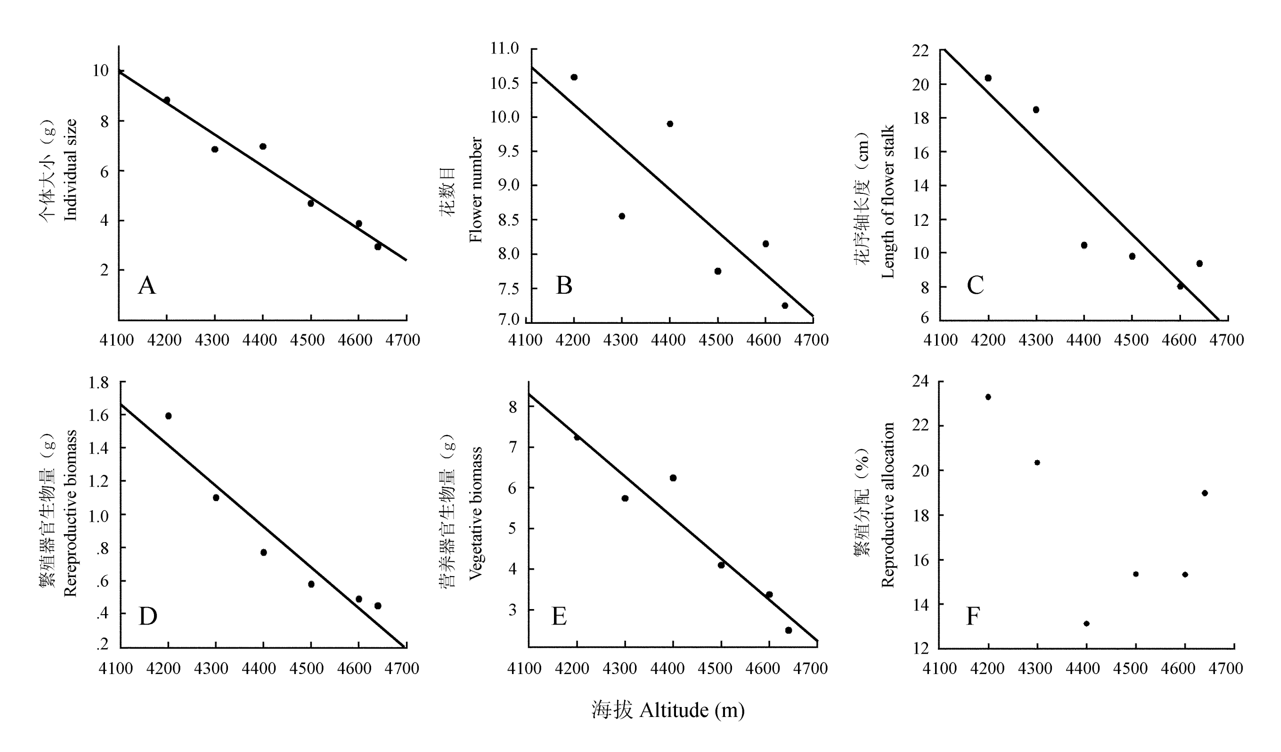


图1 岩白菜营养和繁殖性状沿海拔梯度的变化规律

A. 个体大小（r=－0.977，P=0.001），B. 单株花数目（r=－0.824，P=0.044），C. 花序轴长度（r=－0.916，P=0.01），D. 繁殖器官生物量（r=－0.956，P=0.003），E. 营养器官生物量（r=－0.958，P=0.003），F. 繁殖分配（r=－0.549，P=0.259）

Fig. 1 Variations of vegetative and reproductive characters of *Bergenia purpurascens* along altitude gradient

A. Individual size (r=－0.977, P=0.001), B. Flower number per plant (r=－0.824, P=0.044), C. Length of flower stalk (r=－0.916, P=0.01), D. Reproductive biomass (r=－0.956, P=0.003), E. Vegetative biomass (r=－0.958, P=0.003) all decreased significantly with increasing altitude; however, the correlation between F. Reproductive allocation and altitude is not significant (r=－0.549, P=0.259)

2.2 繁殖器官、繁殖分配与营养器官的相关性

各居群（除海拔4 300 m的居群，图2，B，实心点，实线）营养器官与繁殖器官生物量均显著正相关（图2：A，C～D，实心点，实线），综合考虑6个居群，二者正相关关系仍显著（r=0.751，P<0.001）；而繁殖分配与营养器官生物量仅在海拔4 300 m、4 500 m和4 600 m的居群内显著负相关（图2：B，D，E，空心点，虚线），在其它海拔的居群内相关性不显著（图2：A，C，F，空心点，虚线）。综合考虑6个居群，繁殖分配与营养器官生物量的相关性也不显著（r=－0.156，P=0.095）。

2.3 个体大小效应

多年生草本植物的R-V关系常表现为异速增长模式（Weiner，2009b），因此对繁殖器官生物量（R）和个体大小（V）均采用lg转换后的线性相关分析。研究结果表明各居群植株个体大小（lgV）与繁殖绝对投资（lgR）均显著正相关，而且都存在一个繁殖所需的个体大小最小值，从X轴的截距可以看出，阈值大小（lgV）在各居群间存在差异（图3，圆圈所示），海拔4 200 m～4 640 m的各居群植株的繁殖大小阈值分别为0.602、0.663、0.928、1.054、0.966和0.845，在整个海拔梯度内个体大小阈值与海拔高度之间不存在显著线性相关（r=0.736，P=0.095），但在海拔4 500 m以下，个体大小阈值随海拔升高而显著增大（r=0.974，P=0.026），而海拔4 500 m以上个体大小阈值变化不大。综合考虑6个居群时个体大小与繁殖绝对投资之间也呈显著线性回归（SS=4.781，df=1，P<0.001；R^2=0.698，lgR=－0.694+0.864 lgV，R=0.836），而繁殖分配与个体大小的相关性则并不显著（r=－0.045，P=0.634）。

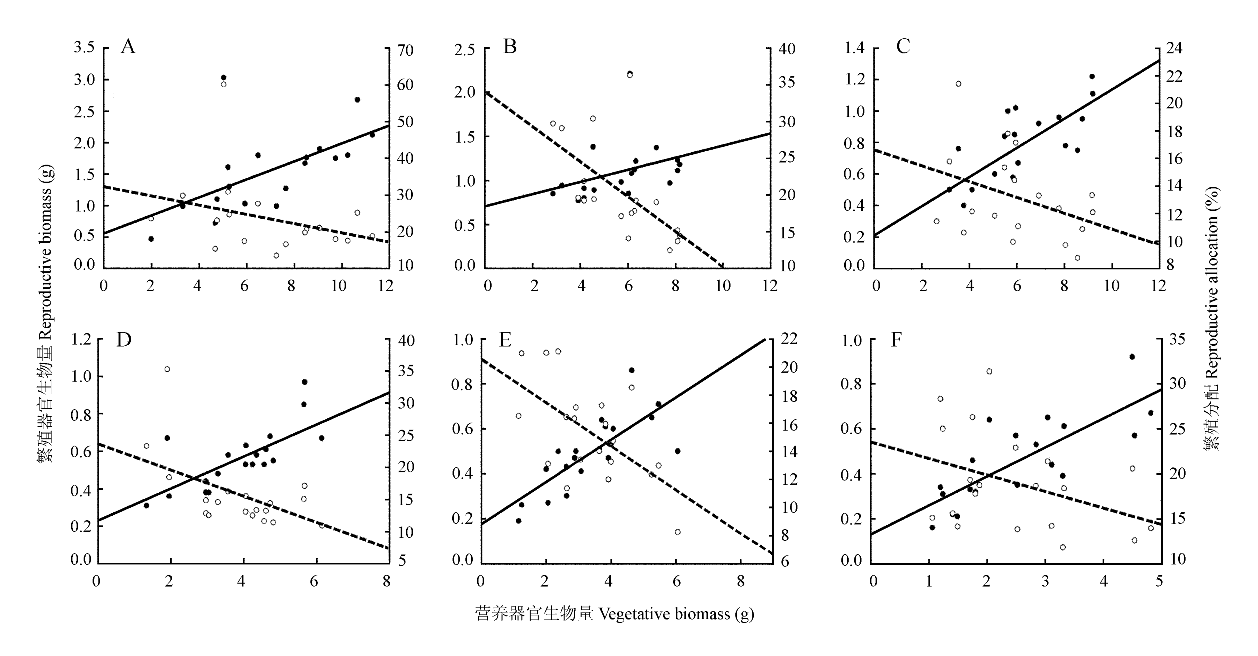


图 2　各居群繁殖器官生物量（实心点，实线）和繁殖分配（空心点，虚线）与营养器官生物量的相关分析

繁殖器官生物量与营养器官生物量在海拔 A. 4 200 m（r＝0.614，*P*＝0.005），C. 4 400 m（r＝0.773，*P*＜0.001），D. 4 500 m（r＝0.777，*P*＜0.001），E. 4 600 m（r＝0.773，*P*＜0.001），F. 4 640 m（r＝0.785，*P*＜0.001）的居群内均显著正相关，在海拔 B. 4 200 m 的居群相关性不显著（r＝0.356，*P*＝0.147）；营养器官生物量和繁殖分配在海拔 B. 4 300 m（r＝－0.61，*P*＝0.007），D. 4 500 m（r＝－0.586，*P*＝0.007），E. 4 600 m（r＝－0.598，*P*＝0.005）的居群内显著负相关，在海拔 A. 4 200 m（r＝－0.351，*P*＝0.141），B. 4 400 m（r＝－372，*P*＝0.117），F. 4 640 m（r＝－0.38，*P*＝0.099）的居群内相关性不显著

Fig. 2　Correlation analysis between reproductive biomass (solid dot, solid line)、reproductive allocation (open dot, dashed line) and vegetative biomass in different populations, respectively

Significant positive correlation between reproductive biomass and vegetative biomass were found in populations at A. 4 200 m (r＝0.614, *P*＝0.005), C. 4 400 m (r＝0.773, *P*＜0.001), D. 4 500 m (r＝0.777, *P*＜0.001), E. 4 600 m (r＝0.773, *P*＜0.001) and F. 4 640 m (r＝0.785, *P*＜0.001), but not at B. 4 200 m (r＝0.356, *P*＝0.147). Relationship between reproductive allocation and vegetative biomass were significantly negative in populations at B. 4 300 m (r＝－0.61, *P*＝0.007), D. 4 500 m (r＝－0.586, *P*＝0.007) and E. 4 600 m (r＝－0.598, *P*＝0.005); but not significant in populations at A. 4 200 m (r＝－0.351, *P*＝0.141), B. 4 400 m (r＝－372, *P*＝0.117) and F. 4 640 m (r＝－0.38, *P*＝0.099)

3　讨论

3.1　繁殖资源投入量随海拔高度的变化规律

一般认为，随海拔的升高，植株的生长环境条件更加恶劣且可获取的资源总量降低，因此投入到繁殖的绝对资源量应该减少，但繁殖分配（分配给花的相对资源量）则增加（Fabbro and Körner，2004；Hautier 等，2009）。而 Kawano 和 Masuda（1980）的研究发现，百合科胡麻花属的 *Heloniopsis orientalis* 用于繁殖的资源比例随海拔的升高而增加。Fabbro 和 Körner（2004）对瑞士阿尔卑斯山地区低海拔（600 m）生长的 10 个科 20 种植物和高海拔（2 700 m）生长的 15 个科 30 种多年生草本植物（地面芽和地下芽植物）的研究同样表明，高海拔地区植物的繁殖分配约是低海拔的 3 倍。而我们对岩白菜的研究则表明，在海拔 4 400 m 以下的居群，植株的繁殖分配随海拔的升高而降低，而海拔 4 400 m 以上居群植株的繁殖分配则随海拔的升高而增大，说明海拔因素并不是决定物种繁殖分配的唯一因子。生境中的生物和非生物因子都能影响植株的繁殖分配策略（如黄帚橐吾 *Ligularia virgaurea*，刘左军等，2002；*Artemisia halodendron*，Li 等，2005；樊宝丽等，2008）。色季拉山在海拔 4 320 m 处为森林郁闭上限（林线）（杨小林等，2008）。海拔 4 200 m 和 4 300 m 的两个居群位于林线以下，在这一区域的岩白菜植株主要生长在阴坡林线物种长苞急尖冷杉和高大的杜鹃灌丛林下，而海拔 4 400 m 以上居群主要为低矮杜鹃

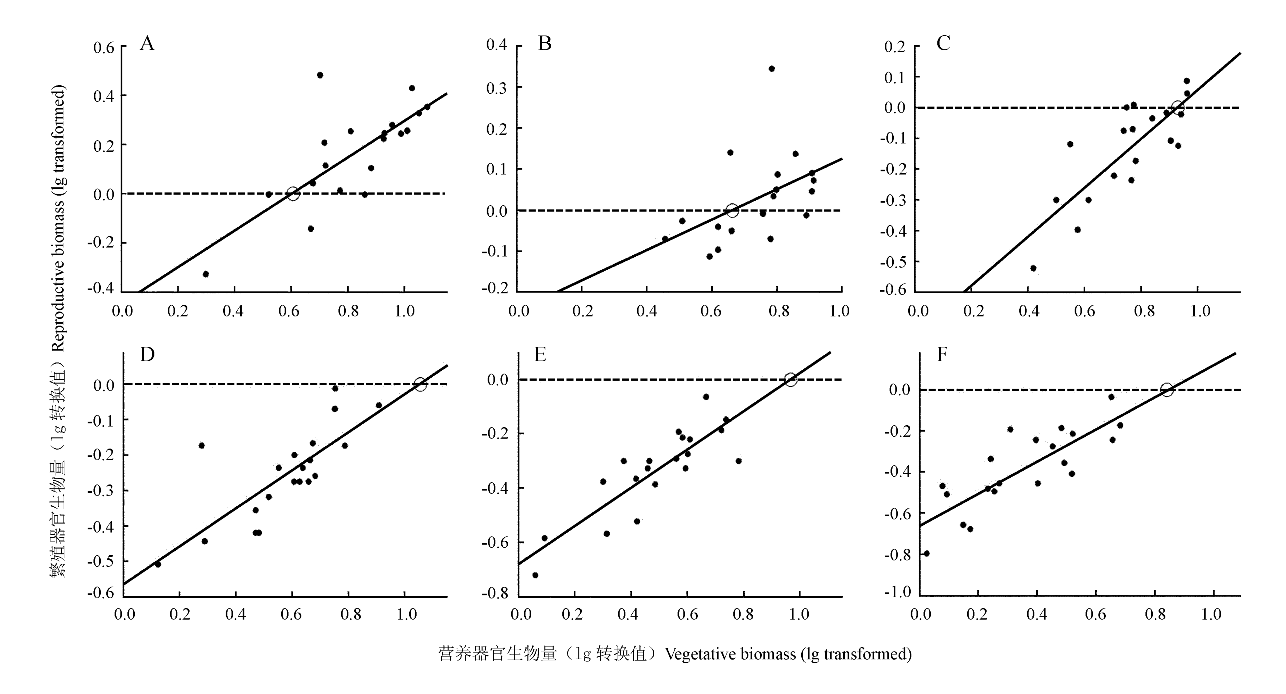


图3 不同海拔居群繁殖器官生物量（lgR）与个体大小（lgV）的相关分析（圆圈代表各居群的繁殖阈值）

Fig. 3 Correlative analysis between vegetative biomass (lgV) and reproductive biomass (lgR) at different altitudes for six populations, respectively (Circles represent the thresholds for reproduction in the six populations)

A. 4 200 m, lgR＝－0.447＋0.742 lgV, R＝0.742, $P<0.001$; B. 4 300 m, lgR＝－0.246＋0.371 lgV, R＝0.472, $P=0.048$; C. 4 400 m, lgR＝－0.739＋0.796 lgV, R＝0.809, $P<0.001$; D. 4 500 m, lgR＝－0.565＋0.536 lgV, R＝0.768, $P<0.001$; E. 4 600 m, lgR＝－0.68＋0.781 lgV, R＝0.811, $P<0.001$; F. lgR＝－0.66＋0.781 lgV, R＝0.811, $P<0.001$

灌丛甚至是裸岩区，林线的存在及其带来的生境改变可能是导致岩白菜繁殖分配方式在海拔梯度上发生变化的主要原因。

林线以下岩白菜居群的繁殖分配随海拔的升高而降低，可能相关的影响因子有：(1) 土壤养分水平。由于上层高大乔灌木的存在，林线以下的岩白菜居群生境阴暗潮湿，生长基质常由腐殖土覆盖且土质疏松，对其生长极为有利。而且在色季拉山林线以下的急尖长苞冷杉林内，西坡土壤的有机质含量随海拔的增加有升高的趋势（茹广欣等，2008），增加的土壤有机质可能更有利于植株对营养器官进行物质积累，从而降低了岩白菜投入到繁殖结构的相对资源比例。(2) 光照条件。当水、肥条件充足时，光资源是影响植株间竞争的限制因子（张大勇，2004）。林线以下低海拔处岩白菜居群的上层植被由具有一定郁闭度的高大乔灌木组成，限制了林下植株对光能的获取和利用，而随着海拔的升高，上层的乔灌木高度降低且逐渐稀疏，在一定程度上有利于岩白菜植株争取到更多的光资源；而花序轴长度随海拔的升高而缩短也说明岩白菜植株在较低海拔处受光能的限制比在较高海拔处更为明显，林线以上和以下两个区域花序轴长度差异显著也进一步表明生境的改变确实对植株的繁殖性状有重要的影响。因此，光照条件的改善不仅能使植株更有效地通过光合作用增加在营养器官上的资源投入，也降低了植株在花序轴上的资源投入，从而导致繁殖分配减少。(3) 传粉条件。初步的野外观察发现，岩白菜具有异交的花特征，其繁殖的成功应主要依赖于异花传粉者，而在郁闭的林内环境中，乔灌木的密度较高，不利于传粉者发现目标植株并实现成功传粉，因此植株需要通过较高的繁殖分配（包括较多的花数目）来吸引传粉昆虫，而这种不利的传粉环境随海拔的升高得到改善，因此在林线以下的居群内，植株吸引传粉者的压力随海拔的升高而减小，从而繁殖分配降低，而在林线过渡带地区（即森林上限和高山灌丛的交汇区域）灌木层植被发育良好具有较高的覆盖度则使该区域的岩白菜植株需要较高的繁殖资源投入（如较多的花数目）。

色季拉山阴坡具有急变型林线，林线过渡带的边缘物种替代率高且物种种类变化显著，林线边缘环境对物种具有较强的筛选作用（杨小林等，2008），因此植株生长和繁殖受环境因子的影响可能更为显著。我们的研究发现，岩白菜繁殖分配的变化趋势在林线过渡带（即海拔 4 400 m）处出现明显转折，由林线以下居群的随海拔升高而减小变为林线以上的随海拔升高而增大，说明该地区林线的存在直接改变了植株的生境条件，进一步影响了植株的繁殖分配策略。导致林线以上居群植株的繁殖分配随海拔升高而增加的因子可能有：(1) 土壤湿度。林线过渡带的气温低，昼夜温差大，而且降雨量和空气相对湿度也较大（何吉成等，2009）；而且高大林冠层的消失使植株高度在 0.5 m～1 m 左右的低矮灌木得以较好发展，既有利于草本层植株获得良好的光照条件，又在一定程度上保障了土壤湿度，使岩白菜具有相对适宜的生长环境。而在林线过渡带以上区域，随海拔的继续升高，空气更加稀薄，到达地表的太阳辐射也增强，使得土壤湿度下降，可能导致投入到营养器官的相对资源量减少，从而引起繁殖分配的增加（如 *Polygonum cascadense*，Hickman，1975）；(2) 有性繁殖的重要性。已有的对高山植物的研究表明，尽管面临不利的传粉环境且可利用的资源总量有限，但有性繁殖在其生活史中仍占有重要地位，保障有性繁殖的资源投入，才能保障种群在恶劣环境中的遗传变异性和进化适应潜力（Bingham and Orthner，1998；Fabbro and Körner，2004；Fan and Yang，2009；范邓妹和杨永平，2009）。我们的研究结果也表明，尽管岩白菜的繁殖资源投入（花数目和花生物量）都随海拔的升高而降低，但林线以上营养器官生物量降低的比例更大，保障了分配给有性繁殖的资源比例。

对岩白菜的研究结果表明，海拔并不是影响高山植物资源分配策略的唯一因子，不同生境中具体的资源有效性以及植物的遗传背景都可能与其资源分配策略密切相关。需要对生境中的土壤养分和水分条件进行更深入的分析，或开展人工控制试验，并结合传粉者活动水平和交互移栽实验等，才能更全面地认识繁殖分配与遗传因素和生境之间的关系。而且对于多年生植物草本植物而言，地下部分储存的资源量对植株地上部分构件之间的资源分配也存在较为复杂的影响，尤其是对具有克隆生长特性的植物而言，地下部分生物量还与有性繁殖和无性繁殖的权衡有关。本研究忽略了地下根茎及克隆生长可能产生的影响，仅初步探讨了在一个生长季内植株地上部分繁殖资源分配的策略，要全面阐释该物种在生活史整个阶段的资源分配策略还需要开展更进一步的研究。

2　个体大小与繁殖投资的关系

各居群岩白菜投入到繁殖器官的绝对资源量都与植株个体大小显著正相关（图 3，实线），说明该物种能同时增加对营养生长和繁殖的资源投入，而海拔和生境的影响主要作用于岩白菜的个体大小，而不是直接作用于繁殖器官的大小。这与另一些多年生植物的研究结果相符，如黄帚橐吾（刘左军等，2002）、猫儿菊（*Hypochaeris radicata*）、多裂蓟（*Cirsium dissectum*）、山萝卜（*Succisa pratensis*）和矢车菊属的 *Centaurea jacea*（Jongejans 等，2006），以及欧洲千里光（*Senecio vulgaris*）（Weiner 等，2009a）。这种同时增加对营养器官和繁殖器官资源投入的策略使多年生草本植物能更好地应对环境变化，如较强的竞争和养分波动，以实现种群的持续生存和拓殖。

分析个体大小依赖的繁殖策略是理解植物繁殖资源分配的第一步（Weiner 等，2009b）。对于多年生植物，繁殖资源的绝对投入量通常随个体的增大而增加，而且植株必须生长到一定大小才会开始繁殖，即进行繁殖的植株个体大小存在一个阈值（Hemborg and Karlsson，1998；Weiner，1988）。异速（allometry）模型通常被认为是植物繁殖绝对投入和个体大小的最适关系（Sugiyama and Bazzaz，1998），Weiner 等（2009b）总结了 76 种植物的营养器官生物量（V，X 轴）和繁殖器官生物量（R，Y 轴）的关系后发现，两者通常存在 3 种关系：短命草本植物和克隆植物通常呈简单的线性回归关系，可能（1）通过原点或（2）具有正的 X 轴截距，而在个体较大或寿命较长的植物中则表现为（3）斜率＜1 的 log-log 异速关系。岩白菜的生长符合第三种异速增长模型，且繁殖存在个体大小阈值，但繁殖

所需的个体大小阈值存在居群间的差异。在海拔4 200 m～4 500 m范围内，随海拔的升高，个体大小阈值显著增大，在海拔4 500 m之后阈值稍有减小，但并不显著（图3）。在色季拉山林线以下的急尖长苞冷杉林内，土壤的有机质含量随海拔升高而增加（茹广欣等，2008），也就意味着在林线以下的郁闭林生境中，岩白菜植株可获取的资源量随海拔升高而增加，因此植株的繁殖阈值随之变大，而林线以上居群间的生境相似，因此植株的繁殖大小阈值相对稳定。物种的开花时间可能受气候因子和植株在特定环境中的存活率影响（Worley and Harder，1996；Wesselingh等，1997；De Jong等，1998），要解释不同海拔居群岩白菜繁殖阈值的变异性是环境因子还是遗传发育本身的限制则还需要开展进一步的研究。

繁殖分配与个体大小之间可能存在负相关、正相关或无显著相关三种关系。例如百合科胡麻花属的*Heloniopsis orientalis*（Kawano and Masuda，1980）和猪牙花（*Erythronium japonicum*）（Kawano等，1982）、蔷薇科的直立委陵菜（*Potentilla recta*）（Soule and Werner，1981）、毛茛科的欧洲金莲花（*Trollius europaeus*）（Hemborg and Karlsson，1998）的繁殖分配都随个体的增大而减小，而另一些物种的繁殖分配则与个体大小正相关（如毛茛科异株白蓬草*Thalictrum dioicum*，Aarssen and Taylor，1992；天南星科意大利疆南星*Arum italicum*，Méndez and Obeso，1993；车前科*Plantago coronopus*，Waite and Hutchings，1982；大车前*Plantago major*，Weiner，1998；菊科黄帚橐吾，刘佐军等，2002；禾本科高山早熟禾*Poa alpina*，Hautier等，2009）或不存在相互依赖关系（*Ranunculus*，Pickering，1994；Hemborg and Karlsson，1998）。Reekie（1998）认为，繁殖分配与个体大小负相关可能与繁殖代价与个体大小成正比有关，繁殖代价的增大能在一定程度上解释资源对繁殖支持结构（即营养器官）分配的增加。在高山环境中，植物在生长过程中面临多种复杂且不稳定的外界环境因素干扰，随个体的增大，植株受动物取食、踩踏以及强风、冰雹等袭击的可能性也增大，因此大个体植株的繁殖代价通常较高，相应地需要对繁殖支持结构投入更多的资源，从而使繁殖分配降低（如云生毛茛*Ranunculus longicaulis* var. *nephelogenes*，毛茛状金莲花*Trollius ranunculoides*，赵志刚等，2004）。我们对岩白菜的研究结果表明，岩白菜的繁殖分配与个体大小负相关，但相关性并非在所有居群中都显著，而且个体大小与繁殖分配的负相关程度（斜率和截距）也表现出居群间的差异性（图2，虚线），这可能与各居群生境的资源有效性、受干扰程度、种群密度，甚至居群各自的遗传背景有关（Sugiyama and Bazzaz，1998；Méndez and Karlsson，2004；Bonser and Aarssen，2009）。据野外观察，尽管本研究涉及的岩白菜居群受人为或动物干扰的可能性较小，但由于所处海拔较高，仍面临强风、冰雹等恶劣天气的影响，尤其是在林线以上的裸岩地区（海拔4 600 m～4 640 m居群，表1），植株受不利气候因子干扰的风险更大，研究表明这两个居群的植株个体显著小于其它居群，而较小的个体更利于抵抗强风、冰雹等的袭击。而且相关分析的结果表明，在海拔4 500 m和4 600 m的两个林线以上居群内，个体大小与繁殖分配显著负相关，也说明林线以上居群植株的生长环境更加不稳定。而山顶居群尽管面临同样恶劣的气候，但该居群的植株个体是所有居群中最小的，而且这些小个体植株主要分布在岩石缝等有一定遮蔽作用的小生境中，因此可能导致个体大小与繁殖分配之间的相关性不显著，而造成林线以下各居群的相关性显著程度存在差异的原因则还需要进一步更深入的研究。

致谢 感谢中国科学院青藏高原研究所藏东南高山环境综合观测研究站对野外工作的大力支持，感谢中国科学院青藏高原研究所张林博士对采样及后续实验的细心帮助！

〔参 考 文 献〕

Aarssen LW，Taylor DR，1992．Fecundity allocation in herbaceous plants [J]．*Oikos*，**65** (2)：225—232

Bazzaz FA，Ackerly DD，Reekie EG，2001．Reproductive Allocation in Plants [A]．In：Michael F eds．Seeds：the Ecology of Regeneration in Plant Communities [M]．UK：Wallingford，1—29

Billings WD, 1974. Adaptations and origins of alpine plants [J]. *Arctic and Alpine Research*, **6** (2): 129—142

Bingham RA, Orthner AR, 1998. Efficient pollination of alpine plants [J]. *Nature*, **391** (6664): 238—239

Bonser SP, Aarssen LW, 2009. Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **11** (1): 31—40

Cheplick GP, 1995. Life history trade-offs in *Amphibromus scabrivalvis* (Poaceae): allocation to clonal growth, storage, and cleistogamous reproduction [J]. *American Journal of Botany*, **82** (5): 621—629

De Jong TJ, Roo LGD, Klinkhamer PGL, 1998. Is the threshold size for flowering in *Cynoglossum officinale* fixed or dependent on environment? [J]. *New Phytologist*, **138** (3): 489—496

Du GZ (杜国祯), Sun GJ (孙国钧), Wang XZ (王兮之), 1999. The relationship between size-dependent reproduction and population density of *Elymus nutans* [J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), **8** (2): 26—33

Fabbro T, Körner C, 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation [J]. *Flora*, **199** (1): 70—81

Fan BL (樊宝丽), Meng JL (孟金柳), Zhao ZG (赵志刚) *et al.*, 2008. Influence of altitude on reproductive traits and resource allocation of species of Ranunculaceae at East Qinghai Tibetan Plateau [J]. *Acta Botanica Boreali－Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **28** (4): 0805—0811

Fan DM (范邓妹), Yang YP (杨永平), 2009. Reproductive performance in two populations of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) under different habitats [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **31** (002): 153—157

Fan DM, Yang YP, 2009. Altitudinal variations in flower and bulbil production of an alpine perennial, *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) [J]. *Plant Biology*, **11** (3): 493—497

Hautier Y, Randin CF, Stocklin J *et al.*, 2009. Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant [J]. *Journal of Plant Ecology*, **2** (3): 125—134

He JC (何吉成), Luo TX (罗天祥), Xu YQ (徐雨晴), 2009. Characteristics of eco-climate at smith fir timberline in the Sergyemla Mountains, Southeast Tibetan Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **29** (1): 37—46

Hemborg AM, Karlsson PS, 1998. Altitudinal variation in size effects on plant reproductive effort and somatic costs of reproduction [J]. *Ecoscience*, **5** (4): 517—525

Hickman JC, 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadense* (Polygonaceae) [J]. *Journal of Ecology*, **63** (2): 689—701

Iwasa Y, Cohen D, 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant [J]. *The American Naturalist*, **133** (4): 480—505

Jongejans E, de Kroon H, Berendse F, 2006. The interplay between shifts in biomass allocation and costs of reproduction in four grassland perennials under simulated successional change [J]. *Oecologia*, **147** (2): 369—378

Karlsson PS, Mendez M, 2005. The Resource Economy of Plant Reproduction [A]. In: Reekie EG, Bazzaz FA eds. Reproductive Allocation in Plants [M]. UK: Academic Press, 1—49

Kawano S, Masuda J, 1980. The productive and reproductive biology of plants. VII. Resource allocation and reproductive capacity in wild populations of *Heloniopsis orientalis* (Thunb.) C. Tanaka (Liliaceae) [J]. *Oecologia*, **45**: 307—317

Kawano S, Hiratsuka A, Hayashi K, 1982. Life history characteristics and survivorship of *Erythronium Japonicum* [J]. *Oikos*, **38** (2): 129—149

Körner C, 1999. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems [M]. New York: Springer-Verlag

Li FR, Zhang AS, Duan SS *et al.*, 2005. Patterns of reproductive allocation in *Artemisia halodendron* inhabiting two contrasting habitats [J]. *Acta Oecologica*, **28** (1): 57—64

Liang Y (梁艳), Zhang XC (张小翠), Chen XL (陈学林), 2008. Individual size and resource allocation in perennial *Gentiana* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **28** (012): 2400—2407

Liu ZJ (刘左军), Du GZ (杜国祯), Chen JK (陈家宽), 2002. Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats [J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **26** (001): 44—50

Méndez M, Obeso JR, 1993. Size-dependent vegetative and reproductive allocation in *Arum italicum* (Araceae) [J]. *Canadian Journal of Botany*, **71**: 309—314

Méndez M, Karlsson PS, 2004. Between-population variation in size-dependent reproduction and reproductive allocation in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) and its environmental correlates [J]. *Oikos*, **104** (1): 59—70

Pickering CM, 1994. Size-dependent reproduction in Australian alpine *Ranunculus* [J]. *Austral Ecology*, **19** (3): 336—344

Reekie EG, 1998. An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major* [J]. *Canadian Iournal of Botany*, **76** (1): 43—50

Ru GX (茹广欣), Zhu DQ (朱登强), Wang JH (王军辉) *et al.*, 2008. Species diversity and soil nutrient characteristics of *Abies georgei* var. *smithii* of Sejila Mountain in Tibet [J]. *Journal of Henan Agricultural University* (河南农业大学学报), **42** (5): 511—515

Soule JD, Werner PA, 1981. Patterns of resource allocation in plants, with special reference to *Potentilla recta* L. [J].

Bulletin of the Torrey Botanical Club, **108** (3): 311—319

Sugiyama S, Bazzaz FA, 1998. Size dependence of reproductive allocation: the influence of resource availability, competition and genetic identity [J]. *Functional Ecology*, **12** (2): 280—288

Waite S, Hutchings MJ, 1982. Plastic energy allocation patterns in Plantago coronopus [J]. *Oikos*, *38* (3): 333—342

Wang XP (王襄平), Zhang L (张玲), Fang JY (方精云), 2004. Geographical differences in alpine timberline and its climatic interpretation in China [J]. *Acta Geographiea Sinica* (地理学报), **59** (6): 871—879

Weiner J, 1988. The Influence of Competition on Plant Reproduction [A]. In: Lovett Doust J, Lovett Doust L eds. Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies [M]. New York: Oxford University Press, 228—245

Weiner J, Rosenmeier L, Massoni ES *et al*., 2009a. Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic? [J]. *Botany*, **87** (5): 475—481

Weiner J, Lesley GC, Joan P *et al*., 2009b. The allometry of reproduction within plant populations [J]. *Journal of Ecology*, **97** (6): 1220—1233

Wesselingh RA, Klinkhamer PGL, de Jong TJ *et al*., 1997. Threshold size for flowering in different habitats: effects of size-dependent growth and survival [J]. *Ecology*, **78** (7): 2118—2132

Willson MF, 1983. Plant reproductive ecology [M]. New York: Wiley inter science Publication

Worley AC, Harder LD. 1996. Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) [J] *Journal of Ecology*, **84** (2): 195—206

Yang XL (杨小林), Cui GF (崔国发), Ren QS (任青山) *et al*., 2008. Plant diversity pattern and stability of the timberline community on Sejila Mountain in Tibet. western China [J]. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), **30** (1): 14—20

Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华), 2001. Mating system evolution, resources allocation, and genetic diversity in plant [J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25: 130—143

Zhang DY (张大勇), 2004. Plant Reproductive Ecology [M]. Beijing: Science Press

Zhang LJ (张林静), Shi YX (石云霞), Pan XL (潘晓玲), 2007. Analysis of correlativity between reproductive allocation and altitude in plants [J]. *Journal of Northwest University* (Natural Science Edition) (西北大学学报: 自然科学版), **37** (001): 77—80

Zhao F (赵芳), Yang YP (杨永平), 2008. Reproductive allocation in a dioecious perennial *Oxyria sinensis* (Polygonaceae) along altitudinal gradients [J]. *Journal of Systematics and Evolution* (植物分类学报), **46** (6): 830—835

Zhao ZG (赵志刚), Du GZ (杜国祯), Ren QJ (任青吉), 2004. Size-dependent reproduction and sex allocation in five species of Ranunculaceae [J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **28** (001): 9—16